昆虫基因组及其大小

薛　建，程家安，张传溪*
（浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310029）

摘要：昆虫基因组大小是由于基因组各种重复序列在扩增、缺失和分化过程中所致的数量差异造成的。这些差异使得昆虫不同类群间、种间和同种的不同种群间表现出基因组大小的不同。目前有 59 种昆虫已经列入基因组测序计划，其中 6 种昆虫（黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、家蚕 *Bombyx mori*、意大利蜜蜂 *Apis mellifera*、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 和赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*）的全基因组序列已经报道。有 725 种昆虫的基因组大小得到了估计，大小在 0.09 ~ 16.93 pg（88 ~ 16 558 Mb）之间。本文还介绍了昆虫基因组大小的估计方法，讨论了昆虫基因组大小的变化及其意义。

关键词：昆虫；基因组大小；基因组计划；测定方法；基因组变化
中图分类号：Q966　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2009)08-0901-06

Insect genomes and their sizes

XUE Jian, CHENG Jia-An, ZHANG Chuan-Xi* (Institute of Insect Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310029 China)

Abstract: The difference of genome size between different insects is due to varieties of duplication of the genome sequence in the amplification, deletion and differentiation. Fifty-nine insect species have been included in genome sequencing projects, whole-genome sequences of six insect species, *i. e.*, *Drosophila melanogaster*, *Anopheles gambiae*, *Bombyx mori*, *Apis mellifera*, *Aedes aegypti* and *Tribolium castaneum*, have been reported. The sizes of 725 insect genomes have been estimated, ranging from 0.09 – 16.93 pg (88 – 16 558 Mb). The estimation methods for insect genome size are introduced, and the variation of insect genome sizes and its significance are also discussed.

Key words: Insect; genome size; genome sequencing project; determination methods; genome variation

基因组研究对我们深入了解生物的遗传、进化、系统发育等各方面信息的运作起到了重要的作用，并对我们利用生物的遗传信息在分子水平上改造和应用生物提供了客观的依据。昆虫种类繁多，约占动物种类的 3/4，昆虫基因组的深入研究不仅为昆虫科学研究的发展提供了新机遇，而且对深入理解生物基因多样性和生命本质具有重要意义。基因组的大小是生物单倍体核 DNA 的总量，或者是单拷贝染色体 DNA 的总量。基因组的量一般用重量单位 pg 或核苷酸单位 Mb 来表示（1 pg = 978 Mb）。DNA 测序技术的改进和成本的快速下降，进一步推动了基因组学的快速发展，越来越多的生物基因组被测定。目前，已有很多昆虫被列入基因组计划，一些学者用不同方法对更多的昆虫基因组大小进行了估计，这些结果为昆虫基因组的深入研究提供了参考，也为我们理解基因组大小和昆虫间的关系提供了数据。

1　昆虫基因组大小的测定方法

目前估计昆虫基因组大小的方法较多，除全基因组测序法外，主要有流式细胞仪测定法、Feulgen 光密度测定法、Feulgen 图像分析光密度测定法、甲基绿光密度测定法、静态细胞荧光测定法、紫外线显微镜法等。其中应用最为广泛的是流式细胞仪测定法、Feulgen 光密度测定法等。流式细胞术是一种能够对液流中的细胞或其他微粒进行多参数快速分析和分选的技术（Gregory *et al*., 2003；焦旭雯和赵树进，2006）。它通过收集样品使激光束发生散射和折射的数据来分析样品的各种信息。利用流式细胞

作者简介：薛建，男，1986 年生，博士研究生，研究方向为昆虫分子生物学，E-mail：xuejian113@yahoo.com.cn
*通讯作者 Author for correspondence, E-mail：chxzhang@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2009-02-19；接受日期 Accepted：2009-04-29

术测定昆虫基因组的结果较为精确。通过提取昆虫细胞中的细胞核，并用染料将细胞核中的 DNA 染色后进行细胞核分析，可测定出细胞核中 DNA 的含量以及异染色质的含量等信息（Gregory *et al*., 2003；Nardon *et al*. 2003）。流式细胞术是最广泛和常用的测定昆虫基因组大小方法，我们也利用它估计了几种昆虫基因组大小，确实是一种比较方便的方法。Feulgen 光密度测定法通过 Feulgen 反应最终使细胞核 DNA 显紫红色（Hardie *et al*., 2002），然后，通过光密度计测定透射和反射光信号的不同来分析细胞核 DNA 含量。

在测定昆虫基因组大小前，通常要用标准品作为测定的参照物。参照物的 DNA 含量最好和测定物中的类似，并且两者细胞核的酸化率相差不应太大。同时，标准品中的测定峰不应与测定物重叠。只有这样才能使误差达到最小（Johnston *et al*., 1999）。这类标准品的参照物种主要有：黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、家鸡 *Gallus domesticus*、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*、东方豚 *Tetraodon fluviatilis* 等。在利用虫体测定基因组大小时，通常选用脑、血细胞、肠、中肠、卵巢、唾腺、精子、睾丸等作为测定样品。其中，大多选用脑、血细胞和精子等作为测定组织样品。

2 昆虫全基因组测序

在动物中，最早用于全基因组测序的是黑腹果蝇，接下来是冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*。随后，对家蚕 *Bombyx mori*、意大利蜜蜂 *Apis mellifera*、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 和赤拟谷盗也进行全基因组测序。目前，已经在实施的昆虫基因组测序计划有 59 个（表 1），其中有 1 个（黑腹果蝇）测序计划完全结束；冈比亚按蚊、家蚕、意大利蜜蜂、埃及伊蚊和赤拟谷盗等基因组计划已经完成测序和阶段拼装，并发表了论文；24 个基因组计划已初步完成测序工作，但结果还在拼装中；另 28 个测序工作还在进行中（表 1）。在这些计划中，果蝇属的有 38 个，占总数的 65%。冈比亚按蚊有 3 个不同品系在进行全基因组测序工作。家蚕序列则同时有中国和日本两个课题组在测定，并分别发表各自的测序及分析结果，而最近两个课题组又共同发表了联合拼接的更为精细的家蚕全基因组分析结果（The International Silkworm Genome Consortium, 2008）。

在这些已经测序的 6 种昆虫中，黑腹果蝇基因组大小为 180 Mb，约编码 13 600 个基因（Adams *et al*., 2000）；冈比亚按蚊基因组大小为 278 Mb，约编码 14 000 个基因（Holt and Chaturvedi, 2003）；家蚕基因组大小为 428.7 Mb（Xia *et al*., 2004；Mita *et al*., 2004），约编码 18 510 个基因；意大利蜜蜂基因组大小为 220 Mb，约编码 10 157 个基因（Gramates, 2006）；埃及伊蚊基因组大小达到 1 376 Mb，约编码 16 7899 个基因（Nene *et al*., 2007）；赤拟谷盗基因组大小为 204 Mb，约编码 16 404 个基因（Richards *et al*., 2008）。这几种昆虫编码基因数相差不很大，而基因组大小间却有很大差异。埃及伊蚊基因组大小为同一科的冈比亚按蚊基因组大小的 5 倍，这与埃及伊蚊的平均基因长度和基因间距离要比冈比亚按蚊和黑腹果蝇大 4 ~ 6 倍是一致的，其原因显然与埃及伊蚊基因组中有近 50% 的转座元件有关。埃及伊蚊、冈比亚按蚊和黑腹果蝇这 3 种昆虫染色体存在普遍的共线性关系，并且埃及伊蚊与冈比亚按蚊的正向同源基因比黑腹果蝇的要高（Nene *et al*., 2007）。家蚕的基因组大小是果蝇的 3 倍多，基因组中基因的含量比果蝇要多，其较大基因的内含子中含有的转座元件的插入（Xia *et al*., 2004）。赤拟谷盗基因与其他昆虫也具有正向同源性，它的发育模式比果蝇更具代表性，这与其基因的含量和功能是有关系的，例如赤拟谷盗含有比果蝇更为原始的细胞间通讯基因（Richards *et al*., 2008）。与其他昆虫不同的是，意大利蜜蜂具有较高的 A + T 和 CpG 含量，但缺乏主要的转座子家族。意大利蜜蜂的 RNAi 和甲基化基因与脊椎动物的更为相似，其基因在早期发育路径上与果蝇也有所不同（Gramates, 2006）。

3 不同类群昆虫的基因组大小估计

目前有 725 种昆虫基因组的大小通过各种方法得到了估计（Animal Genome Size Database）。这些基因组大小是通过 C 值（pg）来表示的。C 值是真核生物中单倍体细胞核所含 DNA 的量。对于单倍体生物而言，基因组大小和 C 值具有等同的意义；对于多倍体生物则相对复杂，因为 C 值实际上可能含有几个基因组的量。

C 值和生物结构或组成的复杂性不一致的现象称为 C 值悖理。C 值悖理这一概念的提出最初是因为 Mirsky 和 Ris（1951）研究不同物种的细胞核中 DNA 的含量不同；随后人们又发现某些生物结构复

杂的生物核内 DNA 的含量反而比生物结构简单的含量低; 最后由 Thomas(1971)正式提出 C 值悖理这一说法。尽管关于基因组的研究取得了很大的进展, 但 C 值悖理仍是一个未解的难题(Petrov *et al*., 2000)。

表 1　昆虫基因组测序项目

Table 1 Insect genome sequencing projects

测序物种(项目数) Species and number of sequencing projects	基因组大小 Genome size (Mb)	染色体条数 Number of chromosomes	测序进展(个数) Status (number)	测序方法 Methods
双翅目 Diptera				
埃及伊蚊 *Aedes aegypti* *	1 376	3	拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 Whole Genome Shotgun (WGS)
冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* str. PEST*	278	3	拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
冈比亚按蚊 *A. gambiae* S			拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
冈比亚按蚊 *A. gambiae* M			拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus*			拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
螺旋蝇 *Cochliomyia hominivorax*			测序中 In progress	
黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* *	180	4	完成 Complete	基于克隆的 WGS WGS & Clone-based
果蝇属 *Drosophila* (37)	131 – 236	3 – 6	拼接 Assembly (18)	基于克隆的 WGS WGS & Clone-based
			测序中 In progress (19)	基于克隆的 WGS WGS & Clone-based
扰血蝇 *Haematobia irritans*			测序中 In progress	
膜翅目 Hymenoptera				
意大利蜜蜂 *Apis mellifera* *	220	16	拼接 Assembly	基于克隆的 WGS WGS & Clone-based
金小蜂 *Nasonia giraulti*			测序中 In progress (2)	全基因组鸟枪法 WGS
金小蜂 *N. longicornis*		5		
丽蝇蛹集金小蜂 *N. vitripennis* AsymCX			拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
鳞翅目 Lepidoptera				
热带蝴蝶 *Bicyclus anynana*	490		测序中 In progress	
家蚕 *Bombyx mori* Dazao*	430	28	拼接 Assembly (2)	全基因组鸟枪法 WGS
家蚕 *B. mori* p50T (= Dazao)*	530			
庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia*			测序中 In progress	
鞘翅目 Coleoptera				
赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* *	204	10	拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
同翅目 Homoptera				
豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	525	4	拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS
柑橘木虱 *Diaphorina citri*			测序中 In progress	
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*		30	测序中 In progress	Solexa
半翅目 Hemiptera				
吸血蝽 *Rhodnius prolixus*	670	11	测序中 In progress	
虱目 Anoplura				
人体虱 *Pediculus humanus corporis*			拼接 Assembly	全基因组鸟枪法 WGS

* 这些昆虫的全基因组测序的文章已经发表。本表主要根据 Eukaryotic Genome Sequencing Projects (www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/leuks.cgi) 修改。* The articles of whole genome sequencing of these insects have been published. The main contents of the table are from Eukaryotic Genome Sequencing Projects (www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/leuks.cgi).

在已经被测定基因组大小的昆虫中，双翅目、鞘翅目、直翅目、鳞翅目、膜翅目和半翅目是研究最多的几类昆虫，具体数据如表 2 所示。其中基因组最小的昆虫是黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor*，大小为 0.09 pg；最大的是山蝗 *Podisma pedestris*，达到 16.93 pg。通过表 2 所列数据可以看出：昆虫基因组的大小与变态有着显著的关系，全变态昆虫基因组大小几乎全小于 2.0 pg（除个别鞘翅目昆虫大于 2.0 pg）；不全变态昆虫基因组较大，相当部分的不全变态昆虫基因组大于 2.0 pg，如直翅目昆虫基因组大小的平均值达到 8.37 pg，特别是蝗科（Acrididae）和螽斯科（Tettigoniidae）两科的昆虫基因组均较大，其中基因组最大的是直翅目昆虫山蝗，这也是至今所知的基因组最大的昆虫。在不全变态昆虫中，同翅目是较为特殊的一类，他们的基因组大小范围仅为 0.18 ~ 0.89 pg，远低于其他不全变态和全变态昆虫基因组大小的范围。

表 2 不同种类昆虫基因组大小

Table 2 Genome sizes of different insect species

研究物种分类 Species classification	研究物种数 Number of species studied	基因组大小 Genome size (pg/Mb)	基因组大小平均数 Average of genome size (pg/Mb)	染色体条数 Number of chromosomes
全变态 Complete metamorphosis				
鳞翅目 Lepidoptera	65	0.29 - 1.94/284 - 1 897	0.65/636	-
双翅目 Diptera	240	0.09 - 0.86/88 - 841	0.41/401	6 - 12
膜翅目 Hymenoptera	58	0.16 - 0.77/156 - 753	0.37/362	-
鞘翅目 Coleoptera	184	0.16 - 5.02/156 - 4 910	0.67/655	16 - 41
捻翅目 Strepsiptera	2	0.11 - 0.13/108 - 127	-	-
不全变态 Incomplete metamorphosis				
虱目 Anoplura	2	0.11/108	-	-
同翅目 Homoptera	37	0.18 - 0.89/176 - 870	0.51/499	6 - 22
半翅目 Hemiptera	18	0.26 - 6.15/254 - 6 015	1.33/1 301	23 - 44
螳螂目 Mantedea	3	3.05 - 4.53/2 983 - 4 430	-	-
直翅目 Orthoptera	67	1.55 - 16.93/1 516 - 16 558	8.37/8 186	12 - 24
竹节虫目 Phasmatodea	11	2.55 - 8/2 494 - 7 824	2.88/2 817	33 - 36
等翅目 Isoptera	14	0.58 - 1.9/567 - 1 858	1.25/1 223	-
蜚蠊目 Blattodea	9	1.16 - 5.15/1 134 - 5 037	2.82/2 758	-
蜻蜓目 Odonata	14	0.37 - 2.16/362 - 2 112	1.12/1 095	26 - 27
表变态 Epimorphosis				
缨尾目 Thysanura	1	3.09/3 022	-	-
	总数 Total: 725	范围 Range: 0.09 - 16.93/88 - 16 558	平均数 Average: 1.93/1 812	范围 Range: 6 - 44

此表格数据主要根据 Animal Genome Size Database (www.genomesize.com)。我们对于该数据库没有收录但已经测定过基因组大小的物种（Brown *et al*., 2005; Gregory *et al*., 2007）作了补充。The main data of this table are from Animal Genome Size Database (www.genomesize.com). We added some data which are not included in the database (Brown *et al*., 2005; Gregory *et al*., 2007).

4 昆虫基因组大小变化的产生机理

在所有已测定基因组大小的昆虫中，基因组的大小有超过 185 倍的差异。昆虫不同种间基因组大小的差异并非是由于基因数量的不同而造成的，主要是因为各种重复序列在扩增、缺失和分化所致的数量差异，包括卫星 DNA、转座元件和核糖体基因（Petrov, 2001; Vieira *et al*., 2002; Boulesteix *et al*., 2006; Bosco *et al*., 2007; Biemont, 2008）。这些重复序列在属内和种内也有着区别。Boulesteix 等（2006）研究了 9 种黑腹果蝇亚型的基因组大小，他们发现除了 *D. orena* 之外，其他果蝇基因组大小与反转录酶相关序列（RTRS）含量有着相关性。*D. orena* 的基因组是黑腹果蝇基因组大小的 1.6 倍，这种果蝇的核型与其他果蝇有所不同，它有着较大的异染色质和高度重复的卫星 DNA 序列（Boulesteix *et al*., 2006）。利用这种有别于其他果蝇基因组变化的方式使自身基因组增大，很可能是由于其所处的极端环境造成的（Knight *et al*., 2005）。Petitpierre 等（1993）研究显示叶甲基因组的大小与染色体的进化有一定的关系，染色体通过

条数的改变来影响基因组的大小。

昆虫基因组的大小通常也受到某一特殊形状选择压力的制约，如细胞大小或发育速率等。Koshikawa 等(2008)发现社会性昆虫基因组较小，昆虫的基因组大小和社会性的选择压力进化可能存在一定关系。

在不同的昆虫中，非必需 DNA 的缺失速率有所不同，基因组不同区域 DNA 缺失速率也不相同，缺失的偏好性在进化中起到了重要的作用(Petrov *et al.*，2000；Gregory，2003；Gregory，2004)。Petrov 等(2000)研究了基因组大小存在巨大差异的蟋蟀 *Laupala* 和果蝇 *Drosophila* 中，*Laupala* 的 DNA 缺失速率要比 *Drosophila* 的低；研究还显示，在基因组较小物种中，DNA 的高速缺失导致了自身假基因数量的减少。

5 基因组大小的进化和生物学意义

当然，昆虫基因组大小的变化并非是无意义的。目前，有几种假说用于解释基因组大小对生物体的影响，这对于基因组大小在昆虫中的作用是有借鉴意义的。

“自私的 DNA”假说认为：在进化尺度上 DNA 的积累起因于细胞分裂过程。细胞活性的减弱导致了基因组大小停止增长。根据这一理论，体积较大的细胞自然能含有更多的 DNA(Vieira *et al.*，2002)。

真核生物基因组作为一种特殊的结构组分决定细胞核的特性和影响生物学特征，如细胞大小、发育速率和发育的复杂程度(Koshikawa *et al.*，2008)。备择假设认为基因组大小通过改变核骨架来影响生物体，同时基因组大小也被认为是一个选择特征，因为体积较大的细胞需要更大的细胞核来维持其代谢平衡。这种关系显示基因组大小与细胞的各项特征甚至和生物体表形均存在一定联系(Vieira *et al.*，2002)。Finston 等(1995)研究表明基因组的大小和蚜虫个体的大小有正相关性，基因组大小的变化可能加速生活史特征的变化，并且在蚜虫进化的多样性上起着重要的作用。但 Tsutsui 等(2008)在研究蚂蚁的基因组进化时发现基因组的大小和个体的大小并没有显著的相关性。Gregory 等(2003)也发现瓢甲科(Coccinellidae)的基因组大小和个体大小没有相关性，但和发育时间有关。基因组中异染色质的串联重复序列有着重要的功能，例如减数分裂的配对、着丝粒功能的保持以及表观遗传现象的进程等(Bosco *et al.*，2007)。

昆虫基因组中各组分的增加或缺失导致了基因组大小的改变，并通过对生理生化反应的影响最终导致了基因组大小和昆虫间关系的多样性及复杂性。同时，基因组大小的变化也为昆虫适应极端环境和优化自身种群提供了一个良好的遗传工具(Petrov，2001)。

6 结语与展望

昆虫不同类群间基因组大小变化较大，最大的和最小的基因组间相差超过 185 倍；全变态、不全变态和表变态昆虫间的基因组大小有很大差异；甚至在同一个种不同的亚种间，基因组大小也有成倍的差异。昆虫的这种基因组大小的变化是由于昆虫基因组中各种串联重复序列的插入和缺失的拷贝数不同而造成的，这种差异在基因组较大和较小的昆虫间表现极为明显。昆虫基因组的大小对于昆虫而言具有重要的意义。基因组大小在生物体的细胞和组织水平上具有相关性，例如细胞大小、分化速率、新陈代谢速率和机体大小及复杂程度等。昆虫利用基因组大小的变化能使其在生存进化上获得一定优势。

自从 C 值悖理提出后，这个问题就一直指引着人们研究基因组大小和生物体及物种间的关系。但至今我们只能通过相互对比的实验发现一些现象性的结论，对于基因组大小到底是如何影响昆虫的生长发育、行为习性、种群差异和进化等一系列的问题还并不清楚。这同时也是今后研究昆虫基因组大小对于昆虫有何意义的重点。

参 考 文 献(References)

Adams MD，Celniker SE，Holt RA *et al.*，2000. The genome sequence of *Drosophila melanogaster*. *Science*，287(5 461)：2 185 – 2 195.

Biemont C，2008. Genome size evolution：Within-species variation in genome size. *Heredity*，101(4)：297 – 298.

Bosco G，Campbell P，Leiva-Neto JT，Markow TA，2007. Analysis of *Drosophila* species genome size and satellite DNA content reveals significant differences among strains as well as between species. *Genetics*，177(3)：1 277 – 1 290.

Boulesteix M，Weiss M，Biemont C，2006. Differences in genome size between closely related species：the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Mol. Biol. Evol.*，23(1)：162 – 167.

Brown JK，Lambert GM，Ghanim M，Czosnek H，Galbraith DW，2005. Nuclear DNA content of the whitefly *Bemisia tabaci* (Aleyrodidae：

Hemiptera) estimated by flow cytometry. *Bull. Entomol. Res.*, 95 (4): 309 – 312.

Finston TL, Hebert PDN, Foottit RB, 1995. Genome size variation in aphids. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 25(2): 189 – 196.

Gramates LS, 2006. Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature*, 444(7 118): 512.

Gregory TR, 2003. Is small indel bias a determinant of genome size? *Trends Genet.*, 19(9): 485 – 488.

Gregory TR, 2004. Insertion-deletion biases and the evolution of genome size. *Gene*, 324: 15 – 34.

Gregory TR, Nedved O, Adamowicz SJ, 2003. C-value estimates for 31 species of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Hereditas*, 139(2): 121 – 127.

Gregory TR, Nicol JA, Tamm H, Kullman B, Kullman K, Leitch IJ, Murray BG, Kapraun DF, Greilhuber J, Bennett MD, 2007. Eukaryotic genome size databases. *Nucl. Acids Res.*, 35 (Datebase issue): D332 – 338.

Hardie DC, Gregory TR, Hebert PD, 2002. From pixels to picograms: a beginners' guide to genome quantification by Feulgen image analysis densitometry. *J. Histochem. Cytochem.*, 50(6): 735 – 749.

Holt RA, Chaturvedi K, 2003. The genome sequence of the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Science*, 300(5 628): 2 033 – 2 033.

Jiao XW, Zhao JS, 2006. Applications of flow cytometry in higher plant research. *J. Trop. Subtrop. Bot.*, 14(4): 123 – 130. [焦旭雯, 赵树进, 2006. 流式细胞术在高等植物研究中的应用. 热带亚热带植物学报, 14(4): 123 – 130]

Johnston JS, Bennett MD, Rayburn AL, Galbraith DW, Price HJ, 1999. Reference standards for determination of DNA content of plant nuclei. *Am. J. Bot.*, 86(5): 609 – 613.

Knight CA, Molinari NA, Petrov DA, 2005. The large genome constraint hypothesis: Evolution ecology and phenotype. *Ann. Bot.*, 95(1): 177 – 190.

Koshikawa S, Miyazaki S, Cornette R, Matsumoto T, Miura T, 2008. Genome size of termites (Insecta, Dictyoptera, Isoptera) and wood roaches (Insecta, Dictyoptera, Cryptocercidae). *Naturwissenschaften*, 95(9): 859 – 867.

Mirsky AE, Ris H, 1951. The desoxyribonucleic acid content of animal cells and its evolutionary significance. *J. Gen. Physiol.*, 34: 451 – 462.

Mita K, Kasahara M, Sasaki S, Nagayasu Y, Yamada T, Kanamori H, Namiki N, Kitagawa M, Yamashita H, Yasukochi Y, Kadono-Okuda K, Yamamoto K, Ajimura M, Ravikumar G, Shimomura M, Nagamura Y, Shin IT, Abe H, Shimada T, Morishita S, Sasaki T, 2004. The genome sequence of silkworm *Bombyx mori*. *DNA Res.*, 11(1): 27 – 35.

Nardon C, Weiss M, Vieira C, Biemont C, 2003. Variation of the genome size estimate with environmental conditions in *Drosophila melanogaster*. *Cytometry* A, 55(1): 43 – 49.

Nene V, Wortman JR, Lawson D *et al.*, 2007. Genome sequence of *Aedes aegypti*, a major arbovirus vector. *Science*, 316(5 832): 1 718 – 1 723.

Petitpierre E, Segarra C, Juan C, 1993. Genome size and chromosomal evolution in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Hereditas*, 119(1): 1 – 6.

Petrov DA, 2001. Evolution of genome size: New approaches to an old problem. *Trends Genet.*, 17(1): 23 – 28.

Petrov DA, Sangster TA, Johnston JS, Hartl DL, Shaw KL, 2000. Evidence for DNA loss as a determinant of genome size. *Science*, 287(5 455): 1 060 – 1 062.

Richards S, Gibbs RA, Weinstock GM, Brown SJ, Denell R, Beeman RW, Bucher G, Friedrich M, Grimmelikhuijzen CJP, Klingler M, Lorenzen M, Roth S, Schroder R, Tautz D, Zdobnov EM, 2008. The genome of the model beetle and pest *Tribolium castaneum*. *Nature*, 452(7 190): 949 – 955.

The International Silkworm Genome Consortium, 2008. The genome of a lepidopteran model insect, the silkworm *Bombyx mori*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 38(12): 1 036 – 1 045.

Thomas CA, 1971. The genetic organization of chromosomes. *Ann. Rev. Genet.*, 5: 237 – 256.

Tsutsui ND, Suarez AV, Spagna JC, Johnston JS, 2008. The evolution of genome size in ants. *BMC Evol. Biol.*, 8: 64.

Vieira C, Nardon C, Arpin C, Lepetit D, Biemont C, 2002. Evolution of genome size in *Drosophila* is the invader's genome being invaded by transposable elements? *Mol. Biol. Evol.*, 19(7): 1 154 – 1 161.

Xia QY, Zhou ZY, Lu C *et al.*, 2004. A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science*, 306 (5 703): 1 937 – 1 940.

(责任编辑: 袁德成)